Biotopwahl und Colonization Cycle von Plecopteren in einem subarktischen Gewässersystem

KARL MÜLLER, HANS MENDL, MICHAEL DAHL und ARNE MÜLLER-HAECKEL

Abisko naturvetenskapliga station, S-980 24 Abisko, Schweden

Abstract

MÜLLER, K., MENDL, H., DAHL, M. & MÜLLER-HAECKEL, A. Differentiated choices of biotope selection and colonization cycle in plecopterans in a subarctic water system. — Ent. Tidskr. 97: 1—6, 1976.

In a water system (Njakajokk) near Abisko (Swedish Lapland 68°21'N, 18°49'E) the following annual cycle in the dominant stoneflies was found: Oviposition of the plecopterans *Nemurella picteti* and *Nemoura cinerea* takes place in the lake Nissejaure during July/August. By the time ice is formed in the latter half of October the nymphs have become half grown. *Amphinemura standfussi,* which flies from August until early October, lays its eggs prior to the ice-formation. After the break-up of the ice at the end of May the almost fully grown larvae of *Nemurella* and *Nemoura* leave the lake by means of drift and are dispersed throughout the running water system of the Njakajokk. This colonization cycle makes it possible for these species to survive the extreme conditions in the subarctic region.

Vorwort

Von mitteleuropa ist bekannt, dass die meisten Fliesswasserorganismen in bestimmten, abgegrenzten Regionen eine Fliessgewässers auftreten. Aus dieser Erfahrung heraus begannen schon zu Anfang des Jahrhunderts die Fischereibiologen, Fliessgewässer anhand der dominierenden Fischarten in Regionen aufzuteilen: Forellen-, Äschen-, Barben- und Brassenregion (Thienemann 1925). Illies & Botosaneanu (1963) haben ein solches Fliesswasserzonierungsystem auf die dominierenden Insektenarten u.a. Benthosorganismen ausgedehnt. Dass diese Regionen nicht in fester Reihenfolge von der Quelle bis zur Mündung eines Flusses oder Baches liegen müssen, wurde inzwischen mehrfach nachgewiesen (Müller 1968). Darüberhinaus verwischen sich die Flussregionen mehr und mehr, wenn man sich nach Nordeuropa begibt. Betrachten wir z.B. vergleichend den Lebensraum der Äsche (*Thymallus thymallus*): In der mitteleuropäischen Fulda ist dieser Fisch auf eine sehr kurze Flusstrecke von 6—8 km begrenzt. Im Nordschwedischen Lule Älv in der Höhe des Polarkreises dagegen ist die Äsche über rund 80 % des Flusslaufes verbreitet, das sind rund 200 km. Der Fisch ist auch nicht nur an fliessendes Wasser gebunden, sondern kommt sowohl in den Seen des Gebirgsrandes, wie im schwachsalzigen Küstenbereich des Bottnischen Meerbusens vor.

Analoges Verhalten wie die von der Äsche beschriebene Flexibilität in der Biotopwahl auf verschiedenen geographischen Breiten, konnten wir in einem Gewässersystem in der Nähe von Abisko (68°21'N, 18°49'E) an drei dominierenden Plecopterenarten nachweisen.

Untersuchungsgebiet und Methoden

Die Untersuchungen erfolgten im System des Njakajokk, einem kleinen Fliessgewässer, westlich der Naturwissenschaftlichen Station Abisko. Das Hauptgewässer, der Njakajokk (Abb. 1), hat seinen Ursprung im See Pajeb Njakajaure (470 m über NN) und mündet in 342 m in den See Torneträsk. Von beson-

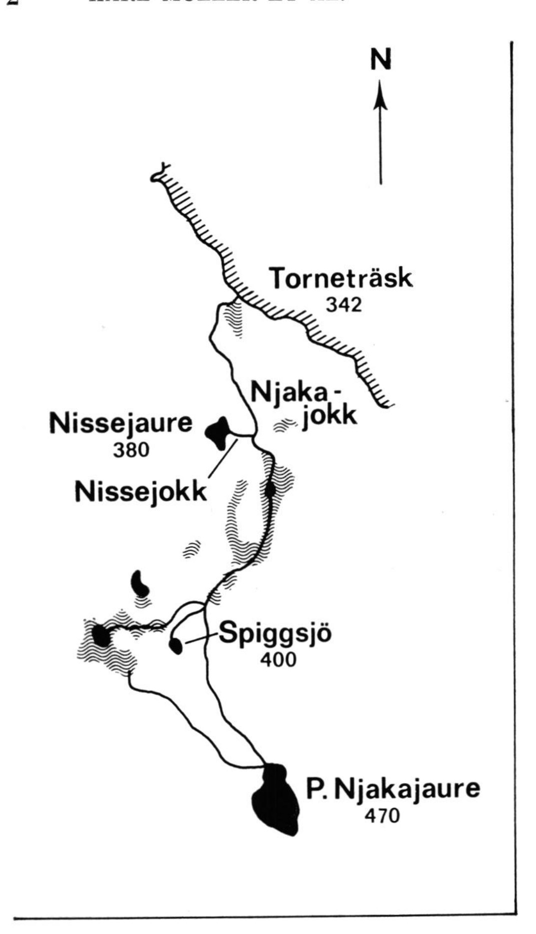


Abb. 1. Geograpische Lageskizze des Untersuchungsgebietes Njakajokk.

derem Interesse in der hier vorgelegten Studie ist der aus dem See Nissejaure kommende Bach Nissejokk, der in das untere Drittel des Njakajokk einmündet (Abb. 2). Mit der Eislegung im See Nissejaure, die in der Regel zum Monatswechsel Oktober/November erfolgt, fällt der Bach trocken und der Bachboden gefriert auf 1—2 m Tiefe. Bis Ende Mai des darauffolgenden Jahres führt der Bach kein Wasser. Nach Eisaufgang und Ablauf des Schmelzwassers stabilisieren sich die Ablaufbedingungen. Im Verlauf des Sommers 1975 variierte die Wasserführung in Abhängigkeit von der Niederschlagsmenge zwischen 1,5 und 5,0 m^3/24 Stunden. Es handelt sich also um ein sehr kleines Gewässer von 15—20 cm Breite und weniger Zentimeter Tiefe.

Hervorzuheben ist die Temperaturentwicklung im See Nissejaure und im Hauptgewässer Njakajokk. In Abb. 3 sind die Tagesmittelwerte der Wassertemperatur pro Monatsdekade im Auslauf des Nissejaure und im Njakajokk dargestellt. Die kontinuierlichen Registrierungen der Wassertemperatur (Lambrecht—Fernthermograph) begannen im Njakajokk am 4.6.1975 und im Nissejaure am 16.6.1975. Von Ende Mai und Anfang Juni liegen lediglich Punktmessungen vor. Im Verlauf des Monats Juni erfolgt im Seeausfluss, nach Aufgang des Eises, ein sprunghafter Anstieg der Temperatur, im Njakajokk ist der Anstieg wesentlich langsamer. Die Jahresmaxima im Dekadenmittel liegen im Bach bei 10,8°C: im Seeausfluss des Nissejaure bei 15,8°C.

Nach dem Hochwasserablauf wurden ab 10.6.1975 im Nissejokk 50 m und 150 m unterhalb des Seeauslaufes Metallsiebe (Maschenweite 0,5 mm) jeweils über 24 Stunden exponiert, durch die ein Teil des Bachwassers filtriert wurde (vergl. Abb. 2). Die pro Tag in den beiden Sieben gefangenen Tiere wurden unmittelbar ausgelesen, bestimmt und in Alkohol fixiert. Kontinuierliche Driftfänge erfolgten weiterhin nach dem Zusammenfluss von Nissejokk und Njakajokk (Abb. 2). Die Untersuchungen erfolgten bis zur Eislegung auf dem Nissejaure (27./28.10. 1975). Eine zusammenfassende Darstellung der gesamten so gewonnen Resultate erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt. Es sollen hier nur die aus dem See getriebenen Plecopterenlarven: *Nemurella picteti, Nemoura cinerea* und *Amphinemura standfussi* behandelt werden.

Die Imagines der Plecopteren wurden in Lichtfallen gefangen, die unmittelbar am Seeauslauf und im Verlaufe des Njakajokks aufgestellt waren. Die Fallenleerungen erfolgten wöchentlich.

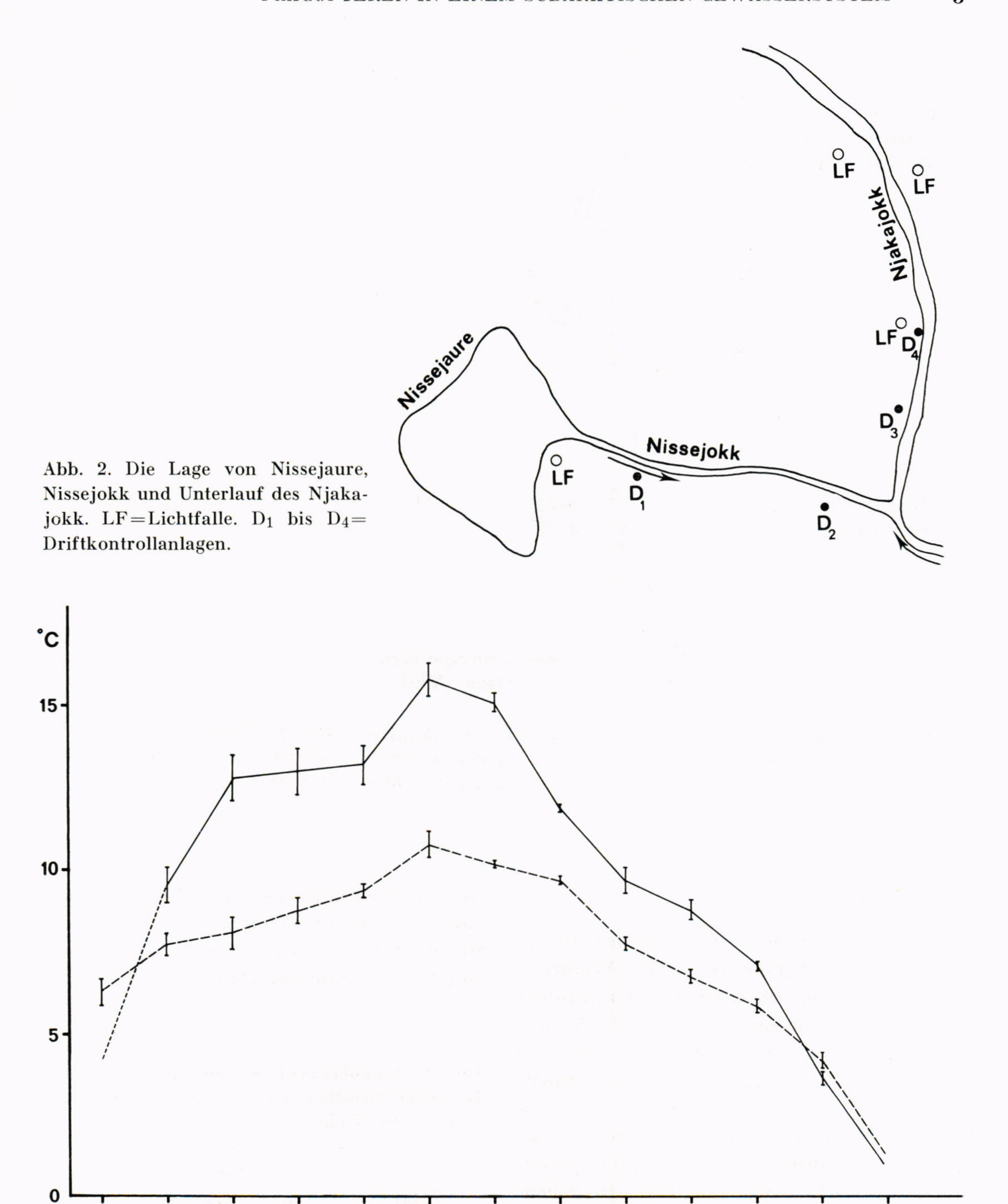


Abb. 2. Die Lage von Nissejaure, Nissejokk und Unterlauf des Njakajokk. LF = Lichtfalle. D_1 bis D_4 = Driftkontrollanlagen.

Abb. 3. Der Temperaturverlauf im Auslauf des Nissejaure (—) und im Njakajokk (— — —) im Sommer und Herbst 1975. Senkrechte Linien = Standardabweichung des Dekadenmittels der Wassertemperatur.

Abb. 4. Schematische Skizze des Colonization cycle zwischen Bach und See.

Resultate

Als erste Steinfliegenarten wurden die im letzten Larvenstadium stehenden *Nemurella picteti* und *Nemoura cinerea* in der Ausdrift des Nissejaure nachgewiesen. *Nemurella picteti* wurde vom 10.6.—29.6.1975, *Nemoura cinerea* vom 14.6.—14.7.1975 in der Ausdrift gefangen. Verlassen diese beiden Arten als nahezu schlüpfreife Larven den See, so beginnt die Ausdrift von *Amphinemura standfussi* am 2.7.1975 als Junglarve. In gleichzeitigen Kontrollen der Drift im Njakajokk, unterhalb des Zusammenflusses mit dem Nissejokk wurden Larven von *Amphinemura standfussi* erstmalig am 10.7.1975 nachgewiesen. Vom Nissejaure ausgehend erfolgt also eine kontinuierliche Besiedlung der unterhalb liegende Bachbiotope im Verlauf des Monats Juli. Die nachfolgende Tabelle vermittelt die Anzahl der gefangenen Tiere.

Tab. 1. Fangübersicht der aus dem Nissejaure driftenden Steinfliegenlarven (Summe aus D_1 und D_2 in 42 Beobachtungstagen).

Art	Anzahl Larven			
	Juni	Juli	August	Summe
Nemurella picteti	97	—	—	97
Nemoura cinerea	461	18	—	479
Amphinemura standfussi	—	652	219	871

Tab. 2. Das Längenwachstum von *Amphinemura standfussi* im Nissejaure/Nissejokk 1975, Dekadenmittel der in der Drift gefangenen Tiere.

Zeitraum	Anzahl	Länge (mm)	Standardabweichung
1.—10.7.1975	134	2,45	0,33
11.—20.7.1975	279	3,65	0,36
21.—31.7.1975	239	4,92	0,53
1.—12.7.1975	219	5,25	0,34

Die Larven von *Amphinemura standfussi* zeigten vom Beginn der Ausdrift aus dem See bis zum Beginn ihres Schlüpfens zur Imago (Anfang August), einen sehr schnellen Zuwachs, wie aus Tab. 2 zu ersehen ist.

Diskussion

In seiner grundlegenden Bearbeitung der Plecopteren Schwedens gibt Brinck (1949, 1952) für das Vorkommen der obigen Arten folgendes an: *Nemurella picteti* kann in Quellen vorkommen und ist in den meisten Fliessgewässern heimisch. *Nemoura cinerea* kann praktisch in allen Fliessgewässern angetroffen werden und ist häufig in Seen und Tümpeln nachgewiesen worden. *Amphinemura standfussi* wird in Südschweden regelmässig in Fliessgewässern angetroffen, sie kann aber im hohen Norden auch in Seen vorkommen. Lillehammer (1974) fand diese Art häufig in Seeausflüssen norwegischer Seen.

Die Tatsachen, dass einerseits der Nissejokk während 7—8 Monaten des Jahres kein Wasser führt und der Bach tief bodengefroren ist, die Larven aber anderseits in grosser Zahl im Frühjahr unterhalb des Sees gefangen wurden und sich über das gesamte System des Njakajokk bis zur Mündung in den Torneträsk ausbreiten, lässt den Schluss zu, dass hier ein Besiedlungskreislauf („Colonization cycle" Müller 1954) zwischen See und Bach vorliegt. Die im See entwickelten Tiere verlassen entweder als ausgewachsene oder nahezu ausgewachsene Larven (*Nemurella picteti* und *Nemoura cinerea*) oder als Junglarven (*Amphinemura standfussi*) den See und wandern bachabwärts im Sinne einer „distribution drift" (Müller 1974). Dies schliesst nicht aus, dass ein Teil der Larven im See zur vollen Entwicklung kommt, wie wir aus Lichtfallenfängen am Ufer des Nissejaure schliessen können.

Aufallend ist die Häufung weiblicher *Amphinemura*-Imagines während des Monats September am See Nissejaure. Wenn uns auch die Orientierungsmechanismen noch unbekannt sind, die geeignet sind, weiblichen Plecopteren den See finden zu lassen, so können wir anhand der Grösse und dem Driftverhalten der Larven, sowie der hydrologischen und klimatischen Gegebenheiten schliessen, dass diese Plecopterenarten einen bisher nicht bekannten Typ des Colonization cycle mit Biotopwechsel durchlaufen.

Unsere Befunde lassen den Schluss zu, dass in einem solchen Gewässersystem der subarktischen Region eine Konzentration der Eiablage in den Bereichen erfolgt, in denen das ganze Jahr über relativ statische hydrologische Bedingungen gegeben sind, in unserem Falle im Nissejaure. Eine schematische Skizze diese Colonization cycle vermittelt die Abb. 4.

Wie aus Abb. 3 ersichtlich ist, erwärmt sich der Nissejaure nach dem Eisaufgang wesentlich schneller und erreicht auch eine wesentlich höhere absolute Temperatur im Laufe des Sommers als der Njakajokk. Ein Colonization cycle zwischen See und Bach erweist sich nach diesem Befund als ein weiterer Vorteil für die Larvenentwicklung der genannten Arten. Verglichen mit dem Licht, das im Sommerhalbjahr in der subarktischen Region überreichlich angeboten wird ist in diesem Gewässersystem eher die Temperatur ein Minimumfaktor. Die Flexibilität der Plecopterenarten in der Wahl des Sees als Aufwuchsbiotop für die Larven von *Nemurella picteti* und *Nemoura* cinerea, resp. als Überwinterungsort für *Amphinemura standfussi*, sichert ganz wesentlich das Überleben dieser Arten in diesem subarktischen Milieu und

damit auch die Möglichkeit in einer so weitgehenden Nordverbreitung.

Anknüpfend an die eingangs aufgezeigte Problematik einer generellen Zuordnung von Organismen zu bestimmten Flussbereichen, zeigt das hier dargestellte Beispiel weiterhin, dass solche Generalisierungen lediglich in eng begrenzten geographischen Bereichen ihre Gültigkeit haben. An den Grenzen des Verbreitungsgebietes einer Art, steht als dominierende biologische Gesetzmässigkeit, die Erhaltung der Art. Die ökologische Valenz der Art gegenüber Umveltfaktoren kommt hier am deutlichsten zum Ausdruck. Die allgemein als Fliesswasserarten bekannten Plecopteren wechseln unter den Umweltbedingungen von Abisko in sinnvoller Weise zwischen den extrem unterschiedlichen Biotopen See und Bach, jeweils den für die Individualentwicklung günstigsten ausnutzend.

Dank

Die Untersuchungen erfolgten mit Unterstützung des Swedish Natural Science Research Council und der Royal Swedish Academy of Science. Beiden Organisationen sagen wir unseren Dank für die Gewährung der Arbeitsmöglichkeiten in Abisko.

Literatur

BRINCK, P. 1949. Studies on Swedish Stoneflies. — Opusc. Ent., Suppl. 11: 1—250.

— 1952. Svensk Insektsfauna 15, Bäcksländor-Plecoptera. Stockholm (Entomologiska föreningen). 1—128.

ILLIES, J. & BOTONSANEANU, L. 1963. Problèmes et Méthodes de la classification et de zonation écologique des eaux courantes, considerées surtout du point de vue faunistique. — Verh. int.Verein.theor.angew.Limnol. 12: 1—57.

LILLEHAMMER, A. 1974. Norwegian Stoneflies. II. Distribution and relationship to the environment. — Norsk ent. Tidskr. 13: 195—250.

MÜLLER, K. 1954. Investigations on the organic drift in north Swedish streams. — Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 35: 133—148.

— 1968. Die Fliesswasserregionen. — Österreichs Fischerei 21: 21—23.

— 1974. Stream drift as a chronological phenomenon in running water ecosystems. — A. Rev.Ecol.Syst. 5: 309—322.

THIENEMANN, A. 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas Bd. I. Stuttgart (Schweizerbarthsche Verlagsbuchhandlung).